

Hipótesis sobre el mantenimiento del polimorfismo en las poblaciones naturales del Molusco Gasterópodo terrestre *Cepaea nemoralis* (L.).

Hypothesis on the maintaining of the polymorphism in natural populations of the land snail *Cepaea nemoralis* (L.)

Maxime LAMOTTE y Marta VALDEZ*

RESUMEN

El notable polimorfismo de la concha de *Cepaea nemoralis* (L.), gasterópodo pulmonado terrestre europeo, ha motivado numerosos estudios y controversias. En este trabajo se hace una revisión de las principales hipótesis propuestas por diversos autores para explicar los mecanismos susceptibles de intervenir en el mantenimiento de este polimorfismo. Se considera, de manera particular, el papel que puedan tener ciertos fenómenos, tales como la selección diversificante, en relación con la heterogeneidad del ambiente, las migraciones y los efectos de "fundación de segundo orden", así como la existencia de un complejo de loci fuertemente ligados, en el fortalecimiento de un polimorfismo como el de *Cepaea*.

ABSTRACT

The remarkable shell polymorphism of the european land snail *Cepaea nemoralis* (L.) has been matter of many studies and controversies. A review of the principal hypothesis proposed by several workers for explaining the mechanisms intervening on the maintaining of this polymorphism is presented in this work. Special attention is paid to the importance of some phenomena like diversifying selection, migrations and "second order founder effects", and also the existence of a complex of closely linked loci, on the reinforcement of polymorphism in natural populations of *Cepaea*.

PALABRAS CLAVE: *Cepaea*, mantenimiento del polimorfismo, selección diversificante, migraciones, mutaciones, efectos de fundación.

KEY WORDS: *Cepaea*, maintaining of polymorphism, diversifying selection, migrations, mutations, founder effects.

INTRODUCCION

Dentro del dominio de la Genética de Poblaciones el problema del polimorfismo es uno de los más accesibles a la investigación, ya que el factor tiempo no interviene directamente en los estudios. Su importancia es por otro lado primordial, puesto que él concierne a la totalidad de las especies y a la gran mayoría de las poblaciones naturales. A los casos de polimorfismo visible que en

el pasado parecían excepcionales se han agregado los innumerables ejemplos de polimorfismo bioquímico -de proteínas y enzimas particularmente revelados mediante electroforesis.

Los métodos electroforéticos facilitan la determinación de las frecuencias genotípicas, dado que los heterocigotos pueden ser distinguidos de los homocigotos, pero su utilización en el estudio

* Ecole Normale Supérieure, Laboratoire de Zoologie, 46 rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05

de un gran número de individuos es relativamente difícil. En cambio, un polimorfismo fenotípico como el de la coloración de la concha de los Moluscos, aunque no permite la identificación de los heterocigotos, presenta la ventaja de poder ser estudiado en un gran número de individuos, puesto que las conchas persisten después de la muerte de los animales, constituyendo a veces depósitos muy importantes. Es esta la razón que ha llevado a muchos investigadores a estudiar el caso de la especie *Cepaea nemoralis*, que exhibe un notable polimorfismo genético de la concha (Figs. 1 y 2) y que se encuentra ampliamente distribuida en todo el Oeste europeo.

De este polimorfismo, ya elucidado genéticamente (Fig. 2), y sobre todo de sus dos principales caracteres, que son la presencia/ausencia de bandas y la coloración amarilla/rosada del fondo

de la concha, se han estudiado las variaciones en un número considerable de poblaciones (v. p. ej. CAIN Y SHAPPARD, 1954; GOODHART, 1956; LAMOTTE, 1951, 1959, 1966, 1988).

Entre las principales conclusiones que resultan de dichos estudios, la primera es la existencia indiscutible de una acción de los factores del medio ambiente sobre la frecuencia de los diversos alelos que intervienen en el polimorfismo de *Cepaea nemoralis*. Para estos factores, que son manifiestamente múltiples, se han buscado las correlaciones con la composición fenotípica -y consecuentemente genotípica- de las poblaciones (LAMOTTE, 1988). Dos escalas espaciales deben ser tomadas en consideración.

A **escala regional**, son los factores climáticos los que evidentemente llaman la atención. Su margen de variación es considerable, puesto que

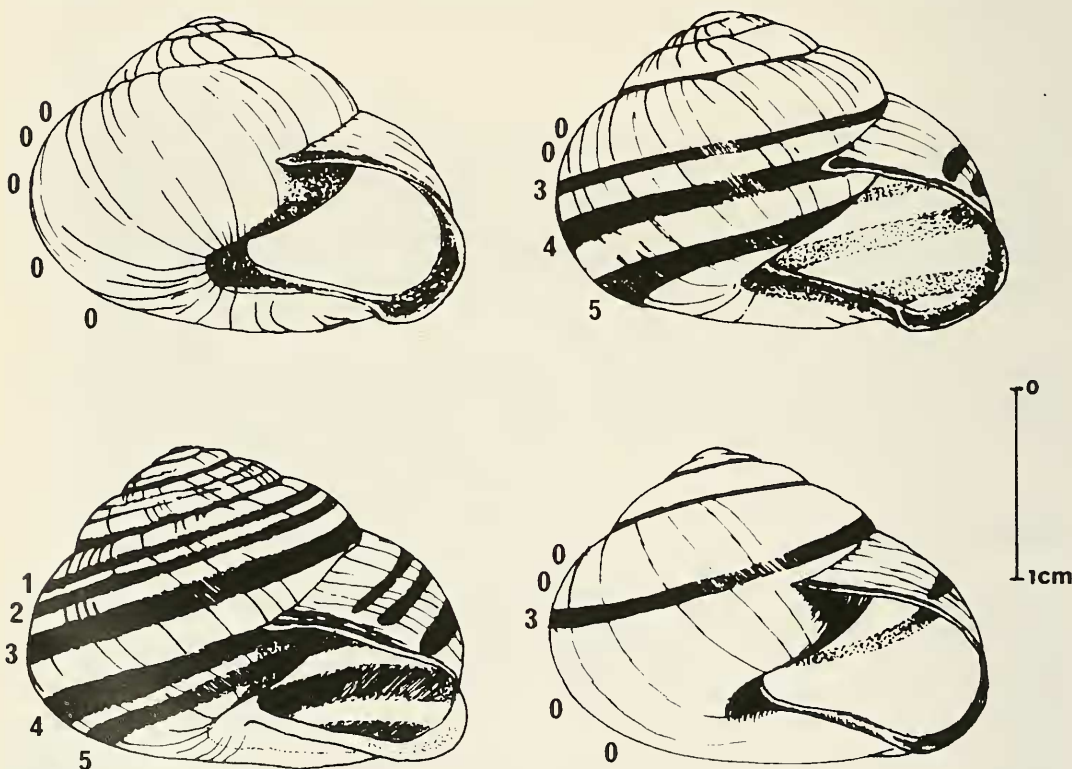


Fig. 1- Principales fenotipos del sistema de bandas de la concha en las poblaciones naturales de *Cepaea nemoralis*.

Cepaea nemoralis se encuentra distribuida sobre vastos territorios, desde Escocia hasta Italia y España, desde el Oeste de Francia hasta Alemania. De esta manera las medias regionales de las frecuencias fenotípicas pueden ser relacionadas con los grandes factores climáticos, entre los cuales los más importantes parecen ser las temperaturas máximas de verano y mínimas de invierno, así como las precipitaciones y la insolación. En su conjunto, las frecuencias presentan variaciones indiscutibles pero relativamente limitadas; es decir, que el polimorfismo es poco variable, por termino medio, en el interior de las diversas regiones del área de distribución de la especie.

Contrariamente a esta relativa constancia de las frecuencias medias regionales, a **escala de las poblaciones individuales**, cuyo tamaño se sitúa entre algunas decenas y varios miles de individuos (LAMOTTE, 1951, 1959), existe una extrema diversidad de frecuencias génicas. Esta diversidad puede estar relacionada con la de los ambientes donde viven las poblaciones, ambientes en los

cuales varían múltiples parámetros: presencia o ausencia de depredadores, el tipo de éstos, también la naturaleza y textura del suelo, su ph, contenido calcáreo, humedad, las diversas características microclimáticas, sombra o insolación, el tipo de vegetación... En efecto, los análisis factoriales realizados muestran una relación entre la composición de las colonias y el conjunto de los factores locales del medio ambiente. Sin embargo, se trata solamente de una dependencia parcial que deja aún sin explicar una gran parte de la variabilidad, atribuyéndose esta última a la acción de fenómenos que pueden ser calificados en un sentido general como "fortuitos".

Los fenómenos fortuitos que intervienen pueden ser de dos tipos distintos.

El primero consiste en **las fluctuaciones al azar** ("Genetic drift") de cada una de las frecuencias génicas, en relación con el tamaño limitado de las poblaciones, y especialmente con los efectos de fundación que a menudo les afectan, dado que se trata de poblaciones que viven general-

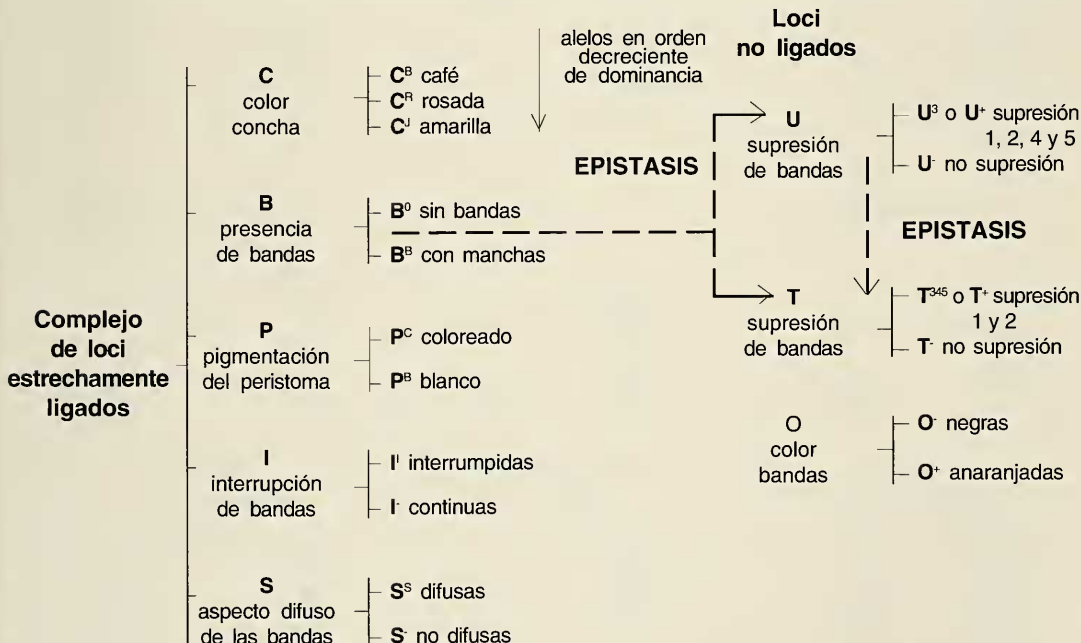


Fig. 2- Esquema mostrando los principales locus que determinan las características de la concha de *Cepaea nemoralis*, así como sus alelos y relaciones de dominancia (Según los resultados de LAMOTTE, 1951, 1954, CAÏN ET AL., 1960, 1968, y COOK, 1967).

mente en medios inestables. Una evidencia de estas fluctuaciones es la existencia de numerosos disequilibrios de ligamiento ("Linkage disequilibrium") que pueden ser de signos opuestos a solamente algunos kilómetros de distancia (COURSOL Y LAMOTTE, 1973).

El otro tipo de variaciones fortuitas, de una importancia ciertamente considerable, es la obtención de equilibrios selectivos diferentes como consecuencia de los **efectos de fundación de**

segundo orden (LAMOTTE, 1985; GENERMONT Y LAMOTTE, 1986). Este tipo de fenómenos lleva al aislamiento de acervos genéticos particulares a partir del patrimonio global de la especie. Es importante señalar que esta individualización de patrimonios genéticos particulares no se manifiesta solamente a escala de las colonias aisladas, sino también a nivel de conjuntos geográficos más amplios: existen efectivamente diferencias locales, caracterizadas por frecuencias génicas

Svelmo (Dinamarca) (según P. H. Jespersen)	Leyde (Holanda) (según Van Heurn)	Bonn (Alemania) (Según C. Boettger)
00000 24	00000 123	00000 26
00300 53	00300 184	00300 102
12345 65 / 142	00345 98	00345 70
	12345 86 / 491	02345 8
		10345 1
		12345 93 / 300
Schluckenau (Bohemia) (según Schilder)	Bridgenorth (Inglaterra)	Crozon (Bretaña)
00340 1		
00000 7	00000 14	00000 3
00300 61	00300 1	00300 40
00345 20	12345 49 / 64	00345 3
10345 1		12345 19 / 65
12345 26 / 116		
Ax-les-Thermes (Pirineos)	Dilbeek (Bélgica)	Lexington (Estados Unidos) (Según McConnell)
00000 6	00000 4	00000 27
00300 3	00300 2	00300 1
00345 3	00345 8	10345 22
10345 4	12045 2	12045 6
12345 105 / 121	12345 30 / 46	12345 95 / 151
Orsay (Región parisina)	Berlin-Dahlem (Alemania) (según Schilder)	Signy (Ardennes)
00000 18	00000 68	00000 40
00300 30	00300 19	00300 13
00045 8	12045 1	00045 1
00345 34	12345 99 / 187	00345 21
12345 36 / 126		10345 8
		12345 55 / 138

Cuadro 1- Frecuencias de fenotipos del sistema de bandas en varias poblaciones de *C. nemoralis* provenientes de diversas regiones del área de distribución de la especie (Según LAMOTTE, 1951).

cas medias originales, cuya concordancia con los factores regionales del ambiente se encuentra modulada por el contexto genético donde están incluidos dichos genes (LAMOTTE, 1966, 1988).

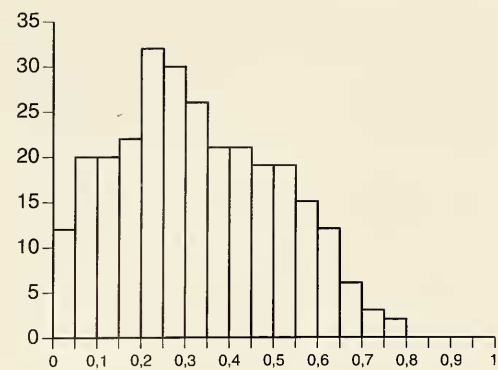
Numerosos son los mecanismos -unos de tipo selectivo, otros de tipo aleatorio- que afectan a la diversidad de frecuencias génicas del polimorfismo de *Cepaea nemoralis*. Es sin embargo **con los efectos de fundación de segundo orden** que se logra establecer un vínculo y aún más una interacción entre la existencia de una influencia relativamente importante de los factores del ambiente y la imprevisibilidad de ciertos acontecimientos fortuitos, como lo muestran las correlaciones bastante parciales entre esos factores y la composición fenotípica de las colonias.

Bastante más compleja que la de su diversidad es la interpretación del mantenimiento de ese polimorfismo en toda el área de distribución de la especie (Cuadros 1 y 2) y en la casi totalidad de las poblaciones (Figs. 3 y 4).

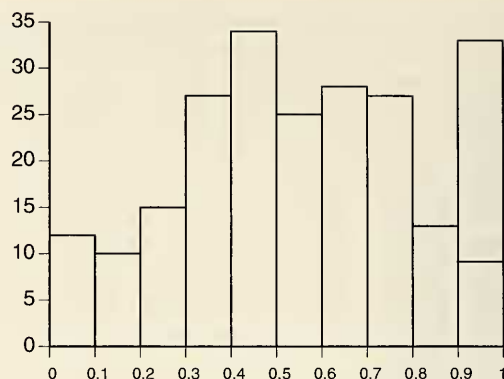
La explicación tradicionalmente aceptada es la de la superioridad intrínseca de los heterocigotos, cuya realidad ha podido ser demostrada en un cierto número de casos, pero cuya generalización al conjunto de los polimorfismos es totalmente arbitraria. Muchos otros mecanismos, distintos de la superioridad intrínseca de los heterocigotos, pueden efectivamente intervenir en el mantenimiento del polimorfismo de la concha de *Cepaea nemoralis*, como en el de todo polimorfismo genético.

Samso (Dinamarca) (según Mandahl-Barth) amarilla 167 rosada 341	Bonn (Alemania) (según C. Boettger) amarilla 217 rosada 83	Dilbeek (Bélgica) amarilla 22 rosada 24
Samoens (Alpes) amarilla 94 rosada 126	Schluckenau (Bohemia) (según Schilder) amarilla 78 rosada 38	Stockholm (Suecia) amarilla 23 rosada 33
Crozon (Bretaña) amarilla 46 rosada 19	Ax-les-Thermes (Pirineos) amarilla 60 rosada 61	Orsay (Región parisina) amarilla 83 rosada 43
Niederbronn (Alsacia) amarilla 50 rosada 15	Signy (Ardenes) amarilla 231 rosada 16	Berlin-Dahlem (Alemania) (Según Schilder) amarilla 88 rosada 99

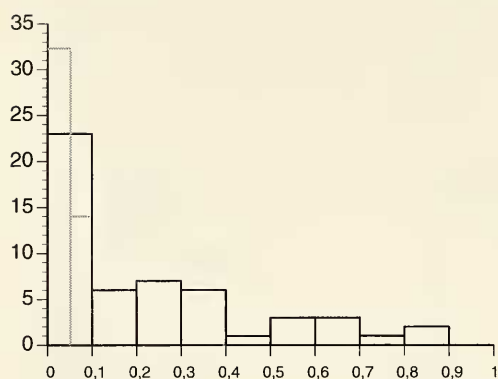
Cuadro 2- Frecuencias de las variedades "amarilla" y "rosada" en varias poblaciones de *C. nemoralis* provenientes de diversas regiones del área de distribución de la especie (Según LAMOTTE, 1951).



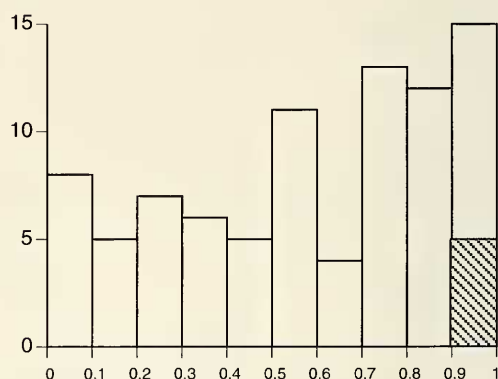
Individuos sin bandas



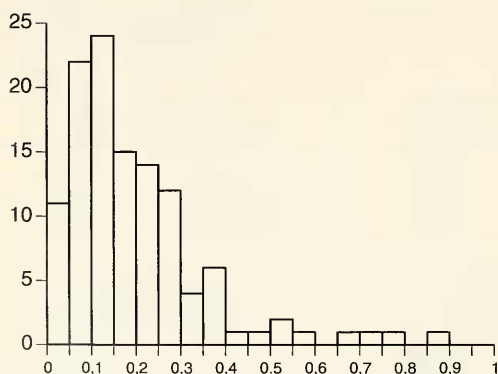
Individuos amarillos



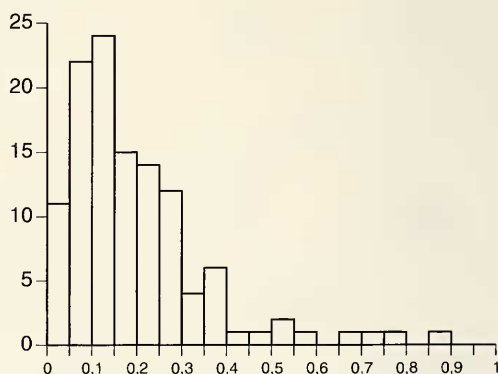
Individuos sin bandas



Individuos amarillos



Individuos sin bandas



Individuos sin bandas

Fig. 3- Distribución de frecuencias del fenotipo "sin bandas" en las poblaciones de Aquitania, Bretaña y de la Región Parisina, Francia, de arriba abajo (Según LAMOTTE, 1959).

Fig. 4- Distribución de frecuencias del fenotipo "amarillo" en las poblaciones de Aquitania, Bretaña y de La Somme, Francia, de arriba abajo (Según LAMOTTE, 1959).

1. LA HIPOTESIS CLASICA DE LA SUPERIORIDAD SELECTIVA INTRINSECA DE LOS HETEROCIGOTOS

Originada de la manipulación estadística de premisas simples, sin matices, la Genética de Poblaciones no propuso inicialmente más que una solución al problema del mantenimiento del polimorfismo: la superioridad selectiva de los heterocigotos, es decir la doble desigualdad:

$$\sigma_2 > \sigma_1 \text{ y } \sigma_2 > \sigma_3$$

donde σ_1 , σ_2 y σ_3 son los valores selectivos respectivos de los tres genotipos AA , Aa y aa , A y a siendo los dos alelos responsables del polimorfismo en el locus considerado.

Debe insistirse, en este sentido, sobre el hecho de que la dominancia del alelo A sobre el alelo a es un fenómeno muy diferente del de los valores selectivos respectivos de los tres genotipos, lo que significa que estos valores selectivos no son determinados solamente por el único fenotipo visible de la concha.

Como la observación de la concha no permite más que la distinción de los dos fenotipos: dominante $[A]$ -genotipos AA y Aa - y recesivo $[a]$ -genotipo aa -, ninguna conclusión puede extraerse del examen de una población en cuanto a una eventual superioridad de los heterocigotos.

En las poblaciones donde el polimorfismo enzimático ha podido ser analizado en un número suficiente de individuos, no se ha puesto en evidencia ninguna frecuencia significativa sistemática de heterocigotos superior a aquella prevista por la ley de Hardy-Weinberg. La hipótesis de una superioridad estadística de los heterocigotos, concerniendo aquellos loci que han sido estudiados, muy polimórficos sin embargo, no puede entonces ser demostrada (VALDEZ-FORSANS, 1986; VALDEZ ET AL., en prensa). En consecuencia, parece interesante buscar qué otras hipótesis pueden ser propuestas para explicar el mantenimiento general del polimorfismo observado para tantos caracteres.

2. LA HIPOTESIS DE VALORES SELECTIVOS VARIABLES DE LOS GENOTIPOS EN FUNCION DE SU FRECUENCIA EN LA POBLACION

Desde un punto de vista teórico, el polimorfismo puede ser mantenido por la existencia de valores selectivos variables según la frecuencia de los alelos: estos valores aumentan cuando la frecuencia del gen disminuye.

Esta hipótesis, ya presentada por TEISSIER antes de 1940 (com. per.), ha sido confirmada en un cierto número de casos.

La existencia de valores selectivos variables en función de la frecuencia de los fenotipos presentes en una población ha sido propuesta por CLARKE (1962) en tanto que factor de mantenimiento de polimorfismos visibles, como el de *Cepaea*. La situación correspondería a una selección **apostática** ejercida por los depredadores, en este caso los Tordos: una depredación más eficaz sobre los morfos más abundantes en la población se traduce en una relación negativa entre el valor selectivo de un genotipo y la frecuencia de su fenotipo (Fig. 5).

Un mecanismo etológico que podría originar un fenómeno de este tipo, ha sido propuesto por la

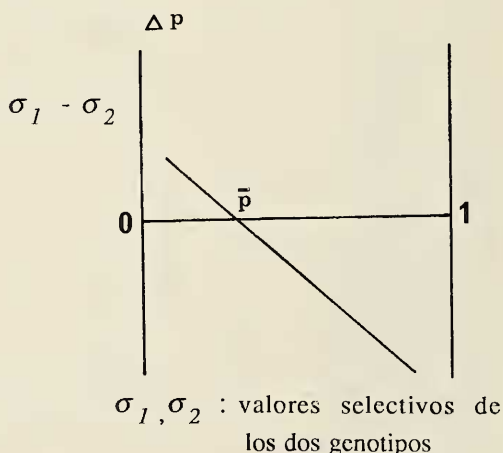


Fig. 5- Variación del signo de Δp suponiendo que $\sigma_1 - \sigma_2$ varía en función de la frecuencia p del alelo a en la población (Según PETIT, 1974).

hipótesis de la "imagen de búsqueda" que se forman los depredadores: esta imagen corresponde a la de la forma más frecuente de la especie-presa. Cuando esta forma se vuelve escasa, es el nuevo fenotipo que se ha hecho mayoritario el que será buscado con mayor eficiencia y de esta manera puede mantenerse un equilibrio -fluctuante- entre las dos formas presentes. No obstante, debe notarse que esta interpretación sólo es válida si la selección por un depredador cazando visualmente es el factor principal de mortalidad de la especie polimorfa. Los autores que han trabajado en Gran Bretaña, donde los Tordos son abundantes, afirman en general que el factor principal de mortalidad de la especie polimorfa es la selección visual. Sin embargo, en muchas poblaciones el depredador no es un Tordo sino un pequeño Mamífero, frecuentemente un Roedor que a menudo es nocturno. Ahora bien, para estos animales es el sentido del olfato el motor principal en la búsqueda de alimento, y no la visión por medio de la cual sí serían capaces de distinguir entre los diversos colores de las conchas de *Cepaea*. Es tal vez por ello que, al lado de algunos casos de depredación selectiva, una ausencia de selección diferencial aparece a menudo de manera bastante evidente en los estudios realizados para comparar la composición de la población de *Cepaea* con los aglomerados de conchas quebradas, como lo muestran

los resultados del Cuadro 3.

En muchas otras colonias, por fin, parece que las causas mayores de mortalidad están directamente ligadas a los factores climáticos -frío intenso en invierno o sequedad extrema en verano- más que a los depredadores.

3. LA HIPOTESIS DE UNA DIVERSIDAD DE LOS VALORES SELECTIVOS VINCULADA A LA HETEROGENEIDAD DEL AMBIENTE

Se ha observado a menudo la existencia de correlaciones entre las frecuencias fenotípicas y ciertas características del ambiente (ver comentarios anteriores). La interpretación más admisible de estas correlaciones ha sido la de una variación en los respectivos valores selectivos de los fenotipos en función de esas características, sin ninguna hipótesis previa sobre el mecanismo interno de esta selección.

Un caso particular, expuesto por SHEPPARD (1951), hace intervenir la depredación por los Tordos, que diferiría de acuerdo con la coloración general del medio: en un fondo verde claro, el morfo amarillo se ve favorecido, mientras que en un fondo oscuro -como el suelo desprovisto de ve-

sitio colonias	conchas quebradas			individuos intactos			χ^2
	sin bandas	con bandas	% sin bandas	sin bandas	con bandas	% sin bandas	
Fontaine (Somme)	30	68	30,6	195	342	36,7	1,18
Fontaine (Somme)	54	48	52,9	276	237	53,4	1,20
Chemin du Long (Somme)	211	280	42,9	886	1.227	41,9	0,18
Bray (Somme)	65	99	39,6	32	61	34,4	0,69
Pont de l'Etoile (Somme)	37	37	50,0	63	79	44,3	0,62
Coquerel (Somme)	1160	1025	53,1	3856	4031	48,9	12,06*
Marquéglise (Somme)	20	33	37,7	26	73	26,0	2,12
Guyancourt (Rég. paris.)	28	107	20,7	39	126	23,7	0,36
Orsay (Rég. paris.)	9	55	14,1	13	120	9,8	0,80
Lozere (Rég. paris.)	12	84	12,5	5	42	10,6	0,10
Limon (Rég. paris.)	12	36	25,0	16	100	13,8	3,01
Villebon (Rég. paris.)	32	130	50,4	125	175	41,7	4,20*
Mondilhan (Aquitaine)	6	39	13,3	16	81	16,5	0,23
Fabas (Aquitaine)	107	80	57,2	65	92	41,4	8,50*

Cuadro 3- Proporciones del fenotipo "sin bandas" entre las conchas quebradas y entre los individuos intactos en varias poblaciones de *C. nemoralis* en Francia (Según LAMOTTE, 1950, 1951 y 1959).

*: valor significativo de χ^2 .

getación- lo es el color rosado; en un lugar con hierbas altas, donde se manifiestan muchos efectos de sombra y luz, el fenotipo con bandas es el favorecido, en un ambiente más homogéneo lo es el fenotipo sin bandas.

Aun cuando tal explicación no pueda excluirse, ésta tiene un alcance limitado, dado que la selección visual no representa más que uno de los componentes de los factores de mortalidad que intervienen en el equilibrio demográfico de *Cepaea*. A menudo citada como primer factor en los traba-

jos de los autores ingleses, probablemente no sea más que un factor de segundo orden, sobre todo si se tiene en cuenta que para numerosos depredadores la visión sólo tiene un papel limitado (mamíferos roedores e insectívoros, insectos coleópteros como *Drilus* y *Lampyris*) y más aun si se considera la preeminencia de factores físicos del medio tales como el frío del invierno y la sequedad del verano. Los resultados de los Cuadros 3 y 4, que no obstante muestran varios ejemplos de la existencia de una depredación real, no hacen más

sitio colonias	conchas quebradas			individuos intactos			χ^2
	amarillo	rosado	% de amarillos	amarillo	rosado	% de arnariilos	
Orsay	79	41	66	47	17	73	1,06
Marquéglise	23	30	43	53	44	36	2,04
Lésigny	11	8	58	50	90	36	3,48
Mondilhan	33	12	73	80	17	82	1,58
Bricon	17	48	26	39	83	32	0,68
Emerainville	41	42	49	15	19	44	0,27
Sinsat	27	13	67	38	28	57	0,97
Beugné	56	52	52	23	11	68	2,59
Clisson	16	15	52	24	24	50	0,02
Guyancourt	85	50	63	89	76	54	2,47
Châteaufort	23	10	70	128	30	81	2,11
Montdidier	15	8	65	78	43	64	0,05
Orsay	45	21	68	90	39	70	0,05
Bagne ux	33	34	49	105	132	44	0,52
Corbie	175	21	89	323	39	89	0,00
Villebon	219	43	84	252	48	84	0,02
Lozère	54	42	56	22	25	47	1,13
Villebois	43	6	88	218	44	83	0,63
Limon	25	23	52	56	60	48	0,20
Petit Saclay	71	51	58	48	30	62	0,22
Saint Aubin	37	7	84	199	57	78	0,90
L'Isle-en-Dodon	22	7	76	88	16	85	1,21
Long	62	36	63	297	240	55	2,14
Fontaine	25	17	59	81	83	49	1,37
Pont Rémy	24	13	65	80	59	58	0,65
Long	21	11	66	52	25	68	0,04
L'Etoile	105	55	66	120	80	60	1,20
Bray	138	26	84	73	20	78	1,29
Liercourt	31	9	77	154	56	73	0,30
Sorel	14	8	64	111	119	48	1,90
Vimy	253	68	79	693	179	79	0,06
Viulaines	9	7	56	107	60	64	0,38
Saclay	94	40	70	125	55	69	0,02
Castelnau	17	10	63	123	50	71	0,69
Seissan	16	12	57	256	147	64	0,46
Gournay	37	25	60	381	343	52	1,14
Bures	72	88	45	122	203	37	1,84
Condé	120	41	75	633	152	81	2,43
Veulettes	414	18	89	304	34	90	0,18
Quesmcs	106	26	80	50	19	72	0,15
Avesnes-sur-Helpe	92	8	92	151	32	82	4,79*
Saint-Hilaire	22	15	59	133	79	63	0,14

Cuadro 4- Proporciones del fenotipo "amarillo" entre las conchas quebradas y entre los individuos intactos en varias poblaciones de *C. nemoralis* en Francia (Según LAMOTTE, 1959).

*: valor significativo de χ^2 .

	% de amarillos muertos	% de rosados muertos	% de rosados + amarillos muertos
00000	26,5	26,0	26,2
00300	30,1	39,5	34,0
12345	21,0	36,8	28,5
Promedio	25,8	33,8	

Cuadro 5- Frecuencias (%) de individuos muertos de *C. nemoralis* después de 40 h a 35°C (Según LAMOTTE, 1959).

que confirmar el limitado papel de la selección visual en muchas de las poblaciones de *Cepaea*.

De un alcance más general son sin duda las observaciones de muchos autores sobre el hecho de que la acción de los factores físicos del ambiente difiere según el fenotipo de las conchas, introduciendo así una selección diferencial.

Esta diferencia se manifiesta a través de correlaciones entre la composición de las poblaciones y los factores tenidos en consideración. No obstante, a veces estas correlaciones son difícilmente puestas en evidencia dada la multiplicidad de los factores involucrados y sobre todo la complejidad de sus interacciones. En estos casos, sólo la utilización de análisis multivariantes permite disociar, al menos parcialmente, sus efectos (v. p. ej. GERDEAUX, 1975, 1978; KHEMICI, 1987; RATEL, 1987).

Añadamos que, teniendo en cuenta las variaciones introducidas por la existencia de razas locales más o menos distintas, los análisis de la acción de los factores del medio sobre las frecuen-

cias génicas deben ser realizados preferentemente en el interior de un mismo sector geográfico.

Un cierto número de experimentos efectuados en condiciones de laboratorio muestran también las diferencias de acción selectiva del medio sobre los diversos fenotipos. Los Cuadros 5 y 6 representan las más claras de éstas; la continuación de tales experimentos aportaría ciertamente, a pesar de su dificultad, una relación de hechos interesantes.

Para utilizar los resultados así obtenidos de los diversos factores físicos, susceptibles de caracterizar la heterogeneidad del medio, sobre la acción selectiva variable de acuerdo con los fenotipos se han elaborado algunos modelos matemáticos. En efecto, sólo con tales modelos se puede hacer intervenir la acción no directamente analizable de ciertos parámetros, como los intercambios en el interior de una población, e integrar el efecto de una sucesión de generaciones.

Considérese una población cuyo polimorfismo es debido a una pareja de alelos autosomales

	% de amarillos muertos	% de rosados muertos	% de rosados + amarillos muertos
00000	41,4	50,8	46,1
00300	44,4	40,7	42,4
12345	53,3	59,0	56,1
Promedio	46,3	50,2	

Cuadro 6- Frecuencias (%) de individuos muertos de *C. nemoralis* después de 3 h a -8°C (según LAMOTTE, 1959)

$A_1 - A_2$, que vive sobre un territorio dividido en parcelas de dos tipos, que serán designados como "medio 1" y "medio 2". Admítase para simplificar que la mitad de los individuos viven en el medio 1 y la otra mitad en el medio 2 y además que la reproducción es panmíctica y que en cada generación los cigotos son redistribuidos al azar sobre todo el territorio. El genotipo A_1A_1 está mejor adaptado que A_2A_2 al medio 1, lo que se traduce en una selección cigótica tal que los valores selectivos de A_1A_1 y de A_2A_2 son respectivamente 1 y $1-s$; la situación se invierte en el medio 2 donde estos valores son $1-s$ y 1. En cuanto a los heterocigotos A_1A_2 , se admitirá que su valor selectivo es el mismo en los dos medios, esto es, $1-hs$.

Estas hipótesis son equivalentes a aquellas del modelo clásico de la selección cigótica donde los valores selectivos $1-s/2$, $1-hs$ y $1-s/2$ caracterizan respectivamente los genotipos A_1A_1 , A_1A_2 y

A_2A_2 . Es evidente que si $h < 1/2$, se tiene $1-hs > 1-s/2$ y que la selección debe entonces conducir a un polimorfismo equilibrado. Este modelo puede fácilmente ser generalizado a situaciones menos simplistas, donde un territorio está desigualmente distribuido para los dos tipos de parcelas y donde los valores selectivos de los tres genotipos difieren en los dos medios: un polimorfismo equilibrado puede aun ser obtenido cuando el heterocigoto presenta en cada tipo de medio una probabilidad de supervivencia intermedia entre la de los dos homocigotos. No hay aquí heterosis en el sentido clásico del término, a pesar de que el heterocigoto lo es a nivel del conjunto del medio ambiente, superior a los dos otros genotipos. Es la conclusión a la que llegó LEVENE en 1953.

En el mismo sentido, según un modelo desarrollado por LI en 1955, LAMOTTE Y COURSOL (1974) han realizado una simulación numérica para un caso particular donde los valores selectivos de los tres genotipos en dos nichos diferentes son:

	AA	AA'	A'A'
1 ^{er} nicho	0,5	1	0,5
2 ^{do} nicho	3	1	3

Si $\bar{W}$ es el valor genotípico medio del conjunto de la población, los valores de equilibrio serán aquellos que maximicen $\bar{W}$.

Puede mostrarse entonces que los valores $\hat{q}=0,15$ y $\hat{q}=0,85$ constituyen equilibrios estables, y que el valor $\hat{q}=0,5$ mantiene un equilibrio inestable (Fig. 6). La posibilidad de dos equilibrios se explica por el hecho de que en el primer nicho, la heterosis favorece AA' de manera que q tiende a acercarse a 0,5. Por el contrario, en el segundo nicho la heterosis negativa desfavorece al heterocigoto. Según las condiciones iniciales, se llegará a uno u otro de los valores de equilibrio estable.

Si los individuos son capaces de establecerse de una manera preferencial en una parcela de territorio donde existen las condiciones que más les convengan, habrá evidentemente una disminución de la carga genética ligada a la existencia del polimorfismo. Todo mecanismo que permita una elección del hábitat, sea pasiva o activa, será entonces retenido por la selección natural.

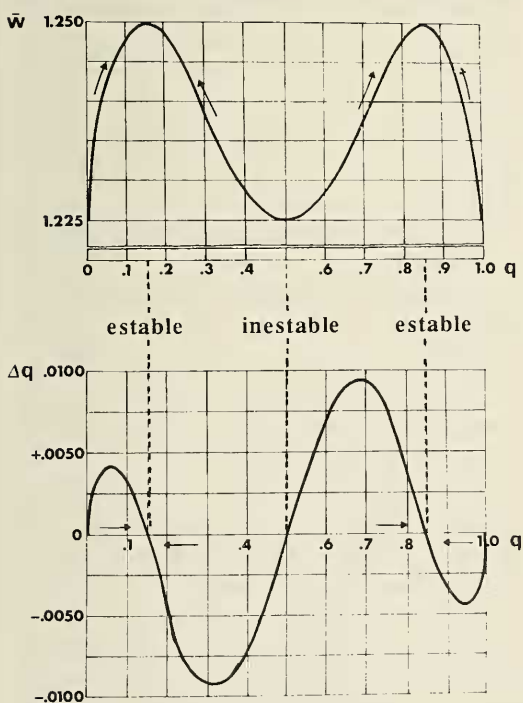


Fig. 6- Representación gráfica de las funciones $\bar{W}$ y Δq en función de la frecuencia q . Los dos equilibrios estables son $\hat{q}=0,15$ y $\hat{q}=0,85$, el valor $\hat{q}=0,50$ es un equilibrio inestable (Según LAMOTTE Y COURSOL, 1974).

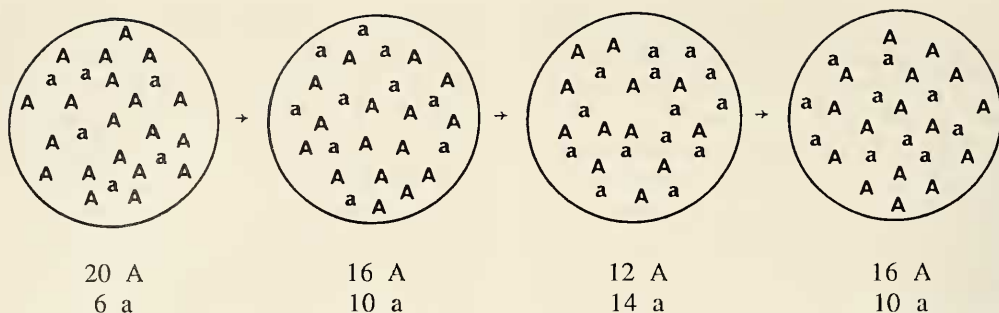


Fig. 7- Fluctuaciones fortuitas de las frecuencias de dos alelos A y a en una población de tamaño limitado.

La acción diversificante de la selección en diversos nichos de una colonia, puede consecuentemente ser reforzada si los individuos escogen su nicho, como parece ser el caso de *Cepaea*, según la coloración de la concha. En efecto, esto ha sido puesto en evidencia de una manera experimental por SELDMAIR (1956), quien pudo observar, en un gradiente de temperaturas, una preferencia de la forma amarilla por 20°C, mientras que los individuos rosados prefieren más bien los 14°C.

4. LA ACCION CONJUNTA DE LAS FLUCTUACIONES FORTUITAS Y DE FENOMENOS DE MIGRACION ENTRE COLONIAS

La distribución de *Cepaea* en colonias distintas pero incompletamente aisladas, cada una formada por un número limitado de individuos, hace necesario considerar la intervención de otro elemento de diversificación de frecuencias: las fluctuaciones fortuitas, muy a menudo olvidadas (Fig. 7).

Las fluctuaciones fortuitas se producen ineludiblemente durante el paso de gametos de una generación a la siguiente. Por ello, este fenómeno es de suma importancia en el caso de poblaciones con tamaño limitado: aun cuando exista un nivel de equilibrio ligado a las fuerzas de selección (y de mutación), este nivel será establecido de manera incierta si el tamaño de la población disminuye. Las interacciones entre fuerzas selectivas, tasas de mutación y fluctuaciones fortuitas en las poblaciones limitadas han sido analizadas por

WRIGHT desde 1931; dichas interacciones se expresan como leyes de probabilidad -consecuentemente de distribución de frecuencias- conocidas con el nombre de "curvas de Wright", de las que la Figura 8 muestra algunos ejemplos. Wright ha completado su estudio haciendo intervenir las migraciones entre poblaciones, migraciones que, desde un punto de vista formal, juegan un papel parecido al de las mutaciones. El modelo así establecido muestra que un polimorfismo podrá mantenerse en un locus con tanta más facilidad cuanto más elevada sea la tasa de migración. Los esquemas de la Figura 9 resaltan bien este fenómeno.

Puede entonces decirse que, dentro del marco de las hipótesis elaboradas a propósito de los valores selectivos, la asociación de las fluctuaciones fortuitas ligadas a los tamaños de población restringidos y de las migraciones entre colonias, permite el mantenimiento de un polimorfismo incluso sin la intervención de una superioridad selectiva de los heterocigotos.

Para *Cepaea* se ha podido estimar, gracias a un modelo de MALECOT (1948), la tasa media de migración entre las colonias, $m = 0,0048$ (LAMOTTE, 1951). Si se tiene en cuenta el tamaño de estas poblaciones, a menudo inferior o igual a 1000 individuos, el mantenimiento del polimorfismo por ese único mecanismo, en asociación con las fluctuaciones fortuitas, parece enteramente plausible (Fig. 10). Ello no excluye por lo tanto la intervención de otras causas de diversificación de frecuencias; algunas ya han sido puestas en evidencia por diversos autores como aquella de la acción de factores selectivos variables según los ambientes donde viven las colonias.

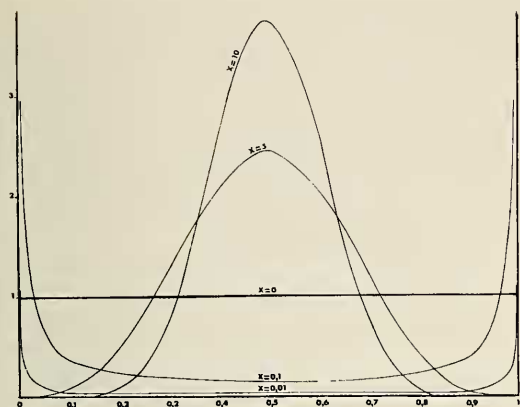


Fig. 8- Distribución teórica de las frecuencias génicas en la ausencia de efectos selectivos: $4N_u = 4N_v = x$; $N_t = N_w = 0$ (Según LAMOTTE Y COURSOL, 1974).

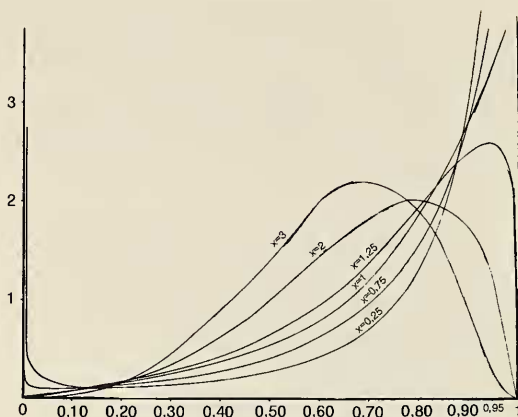


Fig. 9- Distribución teórica de las frecuencias génicas; caso de la semidominancia ($2\sigma_2 = \sigma_1 + \sigma_3$): $4N_u = 4N_v = x$; $N_t = 1$; $N_w = 0$ (Según LAMOTTE Y COURSOL, 1974).

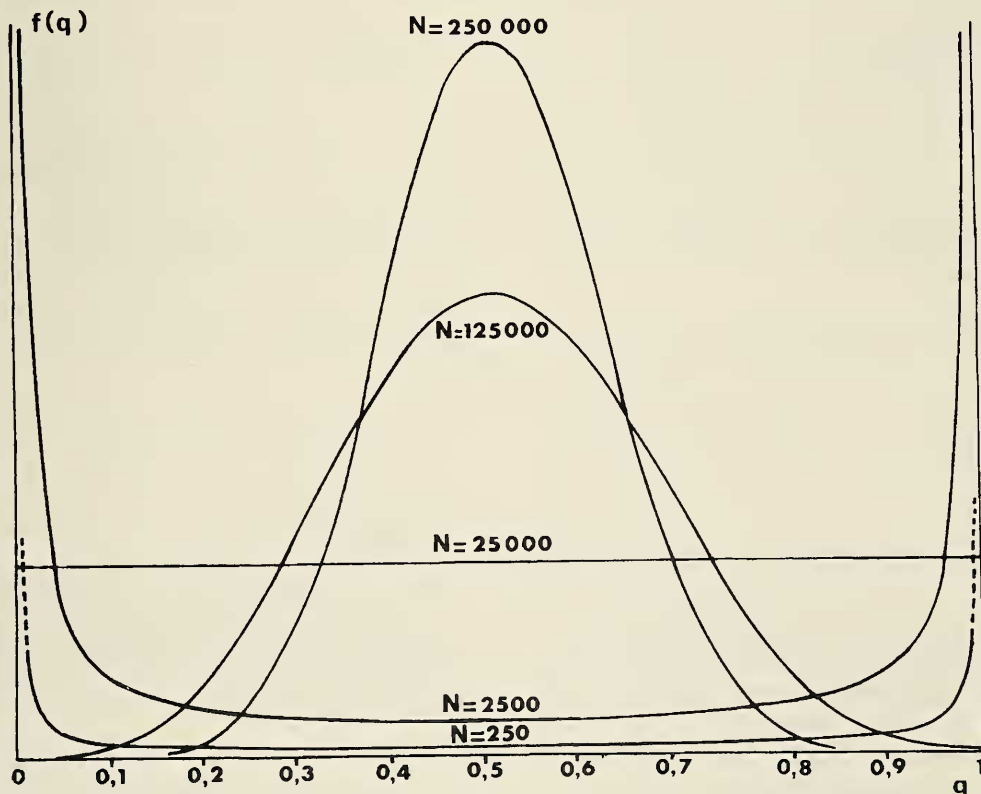


Fig. 10- Distribución teórica $f(q) = Kq^{4N_v-1}(1-q)^{4N_u-1}$ de la frecuencia q del alelo a en las poblaciones de tamaño N desde 250 hasta 250000 individuos para las tasas de mutación $u = v = 10^{-5}$ (Según LAMOTTE Y COURSOL, 1974).

5. LA ACCION CONJUNTA DE LA MIGRACION Y DE LA DIVERSIFICACION DE POBLACIONES DEBIDA A LOS FACTORES DEL MEDIO AMBIENTE

La especie *Cepaea nemoralis* posee un área de distribución muy extendida y ocupa además biotopos a menudo muy heterogéneos y diversos. En una misma región coexisten poblaciones que viven en las partes inferiores de los valles y sobre colinas secas, en medios arbolados o por el contrario herbáceos, enfrentadas o no a depredadores que pueden ser Aves o Roedores e incluso Insectos. Esta heterogeneidad se manifiesta en una diversificación de composiciones fenotípicas -y consecuentemente genotípicas- de las poblaciones según su biotopo, como lo ilustran los resultados de las Figuras 11 y 12.

El efecto de estas distintas condiciones contribuye indiscutiblemente a la diversidad de patrimonios genéticos de las poblaciones, como lo ha probado tanto la investigación sobre las correlaciones entre la composición fenotípica y los factores externos en el campo, como las experiencias donde se han hecho intervenir varios factores de mortalidad tales como frío, el calor, la insolación, la sequía...

Como estos factores son los mismos que intervienen en la diversificación de frecuencias en el interior de las poblaciones, las principales características de sus acciones selectivas fueron ya comentadas (v. Introducción y Parte 3), y han sido también objeto de una revisión reciente (LAMOTTE, 1988).

Pese a que ya se ha comentado ampliamente el papel de los depredadores, conviene aún señalar que la mayoría de ellos no ejercen su acción a través de una selección visual. Asimismo, algunos depredadores se encuentran preferencialmente en ciertos biotopos y no en otros: las Aves, eficaces en medios arbustivos, son menos abundantes en lugares herbáceos donde los Roedores son por el contrario más activos.

A partir de las divergencias de composición así introducidas entre las poblaciones, la migración tiende a favorecer la coexistencia de fenotipos -y entonces de genotipos- diferentes en la

misma colonia. Para demostrar la posibilidad de la existencia de tales mecanismos, también aquí se han propuesto algunos modelos matemáticos, aun cuando son en realidad bastante simplistas. Primeramente se tendrá en cuenta, para simplificar, el caso de poblaciones con efectivos considerables, de manera que pueda despreciarse la acción de los fenómenos fortuitos.

Imaginemos, en primer lugar, la situación particularmente simple de dos poblaciones que intercambian en cada generación una proporción m de individuos después de que la selección ha tenido lugar (MORAN, 1959, con modificaciones). Supongamos igualmente que los genotipos AA, AA', A'A' correspondientes a dos alelos A y A' tienen, en las dos poblaciones, coeficientes de selección opuestos y que los valores selectivos (con $s > 0$) respectivos son:

	AA	AA'	A'A'
Población 1	$1+s$	1	$1-s$
Población 2	$1-s$	1	$1+s$

Si q_1 y q_2 son las frecuencias respectivas del alelo A en las dos poblaciones, pueden calcularse las desviaciones Δq_1 , Δq_2 en el transcurso de una generación. Las frecuencias de equilibrio $\hat{q}_1$ y $\hat{q}_2$ son entonces la solución del sistema $\Delta q_1 = \Delta q_2 = 0$. Después de varios cálculos, puede mostrarse que **el único equilibrio estable** corresponde a los valores:

$$\hat{q}_1 = \frac{1}{2} - \frac{m}{s(2m+1)} + \sqrt{\frac{1}{4} + \frac{m^2}{s^2(2m+1)^2} - \frac{m}{2m+1}}$$

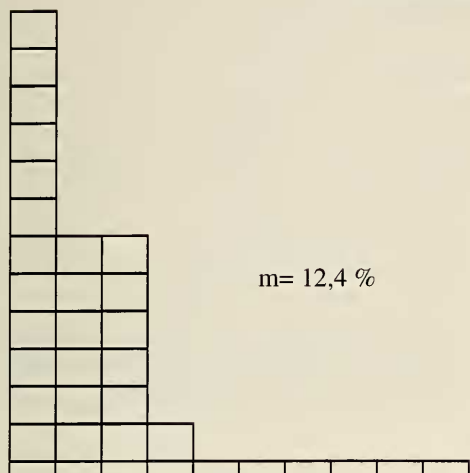
$$\hat{q}_2 = 1 - \hat{q}_1$$

(Según MORAN, 1959, con modificaciones).

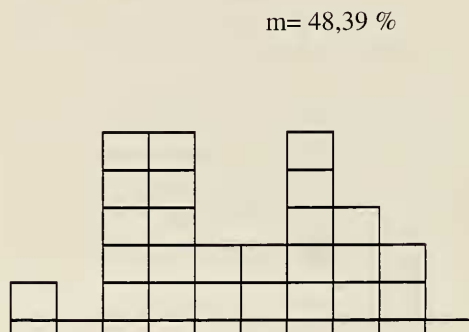
Para simular algunas situaciones, se ha dado a los diversos parámetros algunos valores numéricos particulares (LAMOTTE Y COURSOL, 1974), obteniéndose como resultado:

m	s	q_1	q_2
0	cualquiera	1	0
0,1	0,2	0,67	0,33
0,1	0,02	0,52	0,48
0,5	cualquiera	0,50	0,50

bosques de hayas y robles

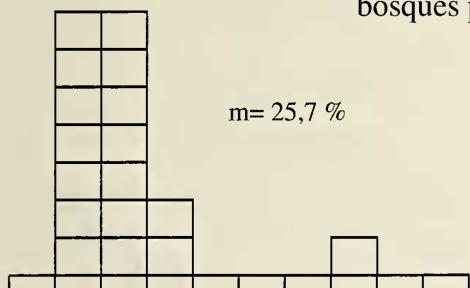


m= 12,4 %

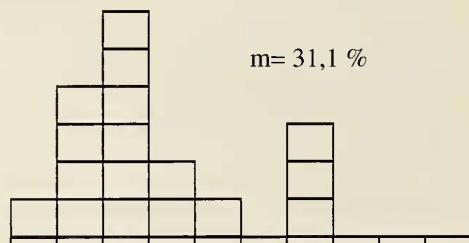


m= 48,39 %

bosques pluriespecíficos

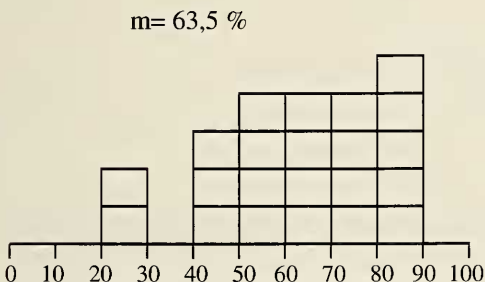


m= 25,7 %

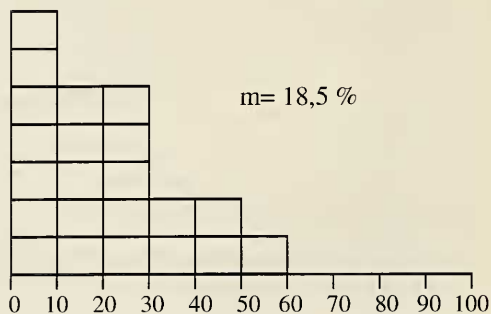


m= 31,1 %

hierbas



m= 63,5 %



m= 18,5 %

% de individuos amarillos

% de individuos sin bandas (00000)

Fig. 11- Distribución de frecuencias de los fenotipos "amarillo" y "sin bandas" en las poblaciones de *C. nemoralis* de diversos biotopos en Gran Bretaña (Según CAIN Y SHEPPARD, 1954).

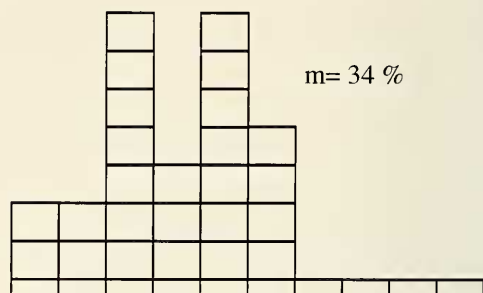
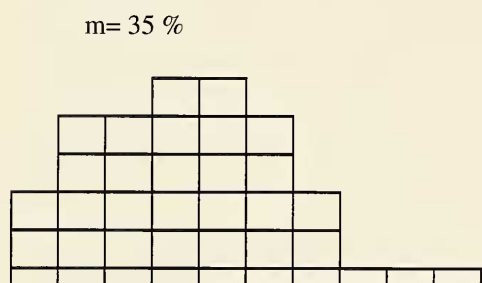
La diferencia entre las dos poblaciones parece ser más importante cuando la tasa de intercambio m es más baja y la intensidad s de los efectos selectivos es mayor. Cuando las dos poblaciones se encuentran totalmente aisladas ($m = 0$), hay eliminación completa del alelo desfavorecido en cada colonia. Por el contrario, en condiciones panmícticas ($m = 0,5$) el resultado es equivalente al de un efecto de heterosis.

Puede extenderse la situación al caso de una serie de poblaciones, pero conviene entonces precisar sus relaciones espaciales.

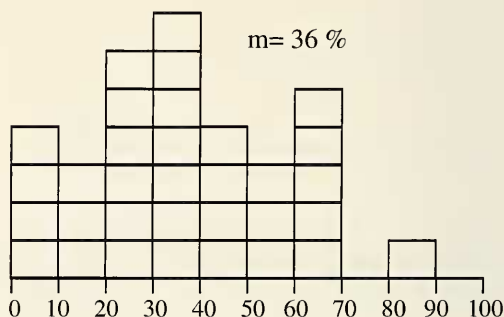
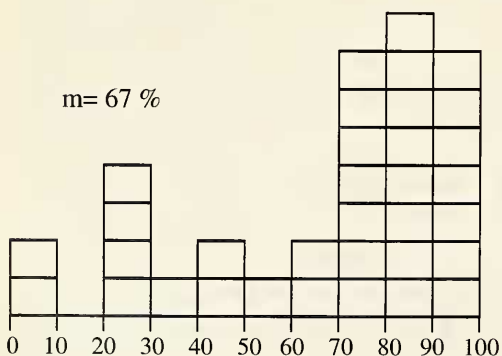
Consideremos en particular veinte poblaciones repartidas de manera lineal (según HANSON,

1966, con modificaciones). Cada una de ellas intercambia una proporción m de individuos con sus dos vecinas, con una sola en el caso de las dos poblaciones terminales. Los valores selectivos correspondientes a los genotipos AA, AA', A'A' son 1, 1, $1-s$ (con $s > 0$) para las diez primeras colonias y 1, 1, $1+s$ para las diez últimas (estos valores consideran el alelo A' como un gen totalmente recesivo). Las frecuencias de equilibrio del alelo A' en las diversas colonias son las soluciones de un sistema de ecuaciones diferenciales. Su resolución numérica ha podido ser realizada por medio de un ordenador, estando representadas en la Figura 13. La tasa de intercambio m ha sido

bosques



hierbas



% de individuos amarillos

% de individuos sin bandas (00000)

Fig. 12- Distribución de frecuencias de los fenotipos "amarillo" y "sin bandas" en las poblaciones de *C. nemoralis* de diversos biotopos en Aquitania, Francia (Según LAMOTTE, 1959).

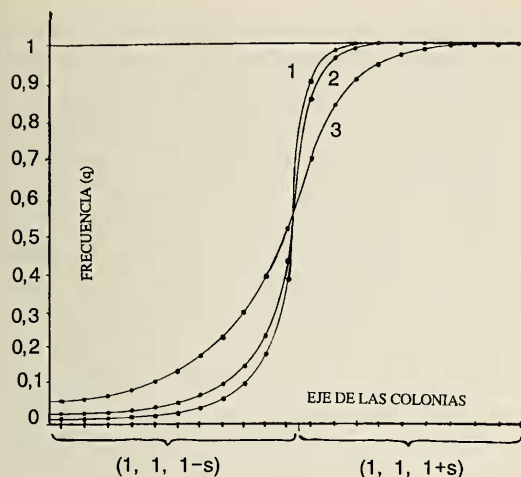


Fig. 13- Distribución de frecuencias del alelo A' en las diversas colonias en los casos donde $s = 0,1$ (1), $s = 0,05$ (2) y $s = 0,01$ (3); m ha sido escogido igual a 0,02 (Según LAMOTTE Y COURSOL, 1974).

escogida igual a 0,02, las tres divisiones gráficas corresponden respectivamente a los valores:

$s = 0,1$ para la distribución (1),
 $s = 0,05$ para la distribución (2),
 $s = 0,01$ para la distribución (3).

Al igual que antes, se observa claramente el balance entre las fuerzas selectivas divergentes y los efectos de la migración: las migraciones necesarias para el mantenimiento de un polimorfismo en cada colonia deben ser tanto más importantes cuanto más elevada sea la diferencia de los efectos selectivos entre las poblaciones. La acción diversificante de la selección en los distintos nichos de una colonia puede, por otro lado, verse fortalecida si los individuos tienden a escoger su nicho preferido ("migraciones dirigidas") en función de su genotipo, como se vio anteriormente (Parte 3) en el caso de *Cepaea* según la coloración de la concha.

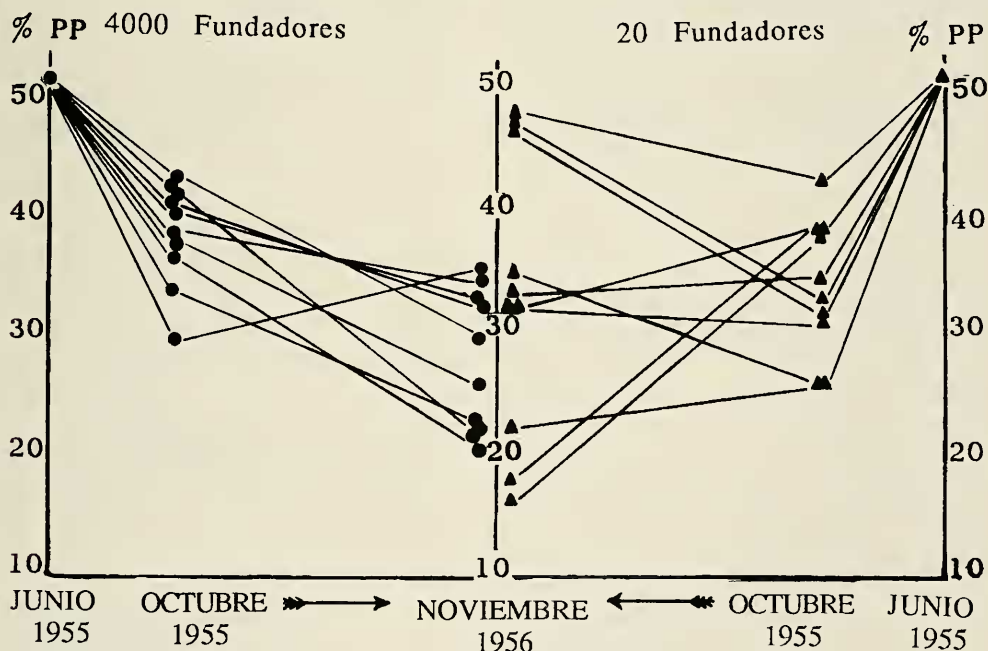


Fig. 14- Resultados del experimento de DOBZHANSKY Y PAVLOVSKY (1957) mostrando cómo la fundación de poblaciones de *Drosophila pseudoobscura* a partir de 20 individuos solamente, conduce, para las frecuencias del carácter PP a una diversidad de niveles de equilibrio bastante superior a aquella de las poblaciones fundadas por numerosos individuos.

6. LA ACCION CONJUNTA DE LA MIGRACION Y DE LA DIVERSIFICACION LIGADA A LOS EFECTOS DE FUNDACION DE SEGUNDO ORDEN

La intervención de las migraciones puede añadirse a todos los mecanismos de diversificación de frecuencias génicas en las poblaciones para el mantenimiento del polimorfismo. A la diversificación debida a las simples fluctuaciones fortuitas y a los efectos de fundación (de 1^{er} orden), así como a aquella originada por las acciones selectivas variables determinadas por la heterogeneidad ambiental, se añaden los **efectos de fundación de segundo orden**, ocasionados justamente por la interacción entre estos diversos fenómenos, fortuitos y selectivos (LAMOTTE, 1985; GENERMONT Y LAMOTTE, 1986).

Multiplicándose a la escala de muchos loci, los efectos de fundación (según WRIGHT, los que hemos llamado de 1^{er} orden) ocasionan divergencias genéticas entre las poblaciones, que pueden

ser muy marcadas. Esta diversidad de patrimonios genéticos conduce, para cada pareja de alelos, a niveles de equilibrio que pueden ser bastante diferentes. Este fenómeno, puesto en evidencia desde 1940 por TEISSIER para *D. melanogaster* (comunicación personal), después por DOBZHANSKY Y PAVLOVSKY (1957) para *D. pseudoobscura* (Fig. 14), es uno de los componentes del efecto de fundación de segundo orden, cuya importancia fue primeramente señalada por MAYR en 1942.

Estos efectos de fundación de segundo orden tienen un origen basado en un conjunto de fenómenos fortuitos (efectos de fundación de 1^{er} orden) y también en interacciones genéticas totalmente imprevisibles (Fig. 15). Aun cuando la existencia de tales fenómenos parezca ineludible, no se sabe de que manera ponerlos en evidencia. Conduciendo a ciertos niveles de equilibrio, cuando los tamaños de población son importantes, escapando así a las simples fluctuaciones fortuitas, aparecerán más fácilmente a nivel de los conjuntos regionales de poblaciones. En efecto, debido a la no concordancia de las frecuencias génicas me-

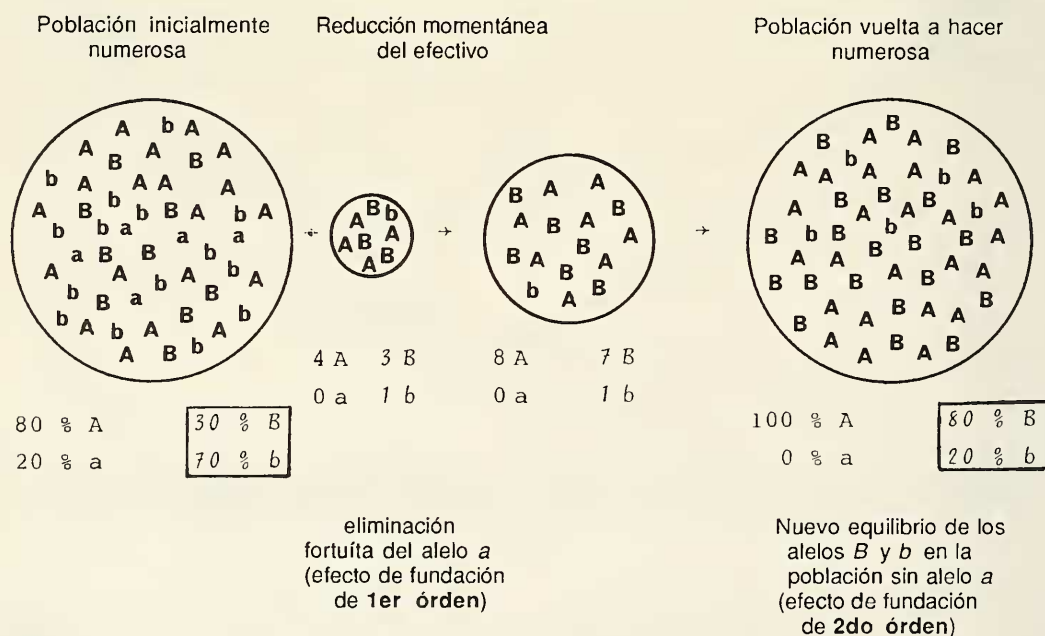


Fig. 15- Efecto de fundación de segundo orden: la eliminación del alelo a lleva a un nuevo equilibrio en el genoma -imprevisible- de los alelos B y b (Según LAMOTTE, 1985; GENERMONT Y LAMOTTE, 1986).

días de estos conjuntos regionales con los gradientes climáticos, puede pensarse en la intervención de este tipo de fenómenos, aun cuando no puedan ser demostrados...

Además, los factores físicos susceptibles de intervenir son numerosos y los gradientes de las mayores temperaturas estivales no coinciden con aquellos de las temperaturas más bajas en invierno, ni con los del número de días de frío intenso o de sequedad máxima. De esta manera, la incertidumbre a propósito de sus interacciones se añade a aquella debida a los reajustes genéticos originados por los efectos de fundación, haciendo prácticamente imposible la definición de su papel respectivo.

7. LA ACCION DE LA COEXISTENCIA DE VARIOS LOCI POLIMORFICOS

El polimorfismo de *Cepaea nemoralis*, así como el de muchas otras especies, concierne varios loci diferentes, a menudo estrechamente ligados entre si. A esta asociación se le llama "supergen", sobre todo cuando su coeficiente de recombinación es muy bajo, menos de uno por ciento p. ej., como es el caso de los loci que determinan la presencia/ausencia de bandas y la coloración amarilla/rosada de la concha. Algunos cálculos simples muestran que esta estrecha asociación puede permitir el mantenimiento del polimorfismo, incluso en el caso de valores selectivos que no lo permiten si los loci se consideran de manera independiente.

Si q_1, q_2, q_3, q_4 ($q_1 + q_2 + q_3 + q_4 = 1$) son las frecuencias respectivas de los pares AB, Ab, aB, ab de un sistema de dos loci bialélicos A, a y B, b , y si c es el coeficiente de recombinación entre los dos loci, se tiene:

$Q_A = q_1 + q_2$: frecuencia del alelo A ,

$Q_B = q_1 + q_3$: frecuencia del alelo B ,

y $D = q_1 q_4 - q_2 q_3$: desviación de la situación de equilibrio.

Los valores selectivos -supuestamente constantes- de los nueve genotipos, con $s > 0$ y $t < 0$, y con un valor selectivo intermediario para los

heterocigotos Aa o Bb son:

	AA	Aa	aa	
BB	$1 - s$	$1 + t$	$1 + s$	$1 + t$
Bb	1	$1 + t$	1	$1 + t/3$
bb	$\frac{1 + s}{1}$	$\frac{1 + t}{1 + t}$	$\frac{1 - s}{1}$	$1 + t$

Si los dos loci se comportan independientemente (es decir $c = 0,5$), D tiende entonces rápidamente hacia cero. Los valores $Q_A = 0,5$ y $Q_B = 0,5$ constituyen entonces un equilibrio inestable, puesto que uno de los alelos B o b será fijado necesariamente al cabo de un cierto tiempo, lo que lleva a un modelo de un solo locus: si $t \leq s$, se produce una fijación de a o de A , en cambio, si $t > s$, existe un equilibrio estable para A, a , equilibrio equivalente a una situación de heterosis.

Supongamos ahora que el coeficiente de recombinación es muy bajo, que s es bastante pequeño y t suficientemente grande. Puede demostrarse que los valores $Q_A = 0,5$ y $Q_B = 0,5$ permiten entonces la obtención de una situación de equilibrio estable y que consecuentemente hay mantenimiento del polimorfismo para cada uno de los dos caracteres: la heterosis que mantiene el polimorfismo en el primer locus lo mantiene igualmente en el segundo locus, debido a la interacción originada por el fuerte ligamiento genético.

En estas situaciones se ha supuesto que el coeficiente de recombinación c permanece constante y que ciertos mecanismos como las deleciones o las inversiones pueden reducir ese coeficiente, siendo ellos mismos sometidos a una selección. De esta manera, en el ejemplo anterior, para $t > s$ los individuos favorecidos serán los dobles heterocigotos $AaBb$, y entre ellos habrá necesariamente una selección que favorecerá a aquellos individuos cuyo coeficiente de recombinación sea más bajo, como lo previó precisamente FISHER (1930). Así, una selección de este tipo puede llevar a estas situaciones:

- un fortalecimiento del mantenimiento del polimorfismo, puesto que c tiende a disminuir y un polimorfismo sobre un conjunto de loci es favorecido por un coeficiente de recombinación extremadamente bajo,

- la diferenciación de las poblaciones en razas locales como consecuencia de la existencia de una multiplicidad de situaciones de equilibrio estable, diferentes según sean los valores de *c*. Un mecanismo de este tipo puede, aún más, llevar a la constitución de barreras genéticas.

CONCLUSIONES

La superioridad de los heterocigotos no puede ser demostrada en el caso del polimorfismo de *C. nemoralis* debido al mecanismo de transmisión hereditaria de los caracteres de la concha, que no permite la distinción de los heterocigotos dentro del fenotipo dominante. No obstante, muchos otros mecanismos, en relación con los factores ecológicos y con la estructura de población de la especie, sí parecen tener una importancia esencial en el mantenimiento del polimorfismo.

Entre éstos, se encuentra primeramente la variación de los valores selectivos de los genotipos en función de su frecuencia, mecanismo susceptible de determinar una fluctuación temporal de las frecuencias alélicas oscilando alrededor de un nivel de equilibrio. Se puede también pensar en el mantenimiento de un equilibrio por la yuxtaposición de microhábitats que determinan, en el interior de la población, diferentes valores selectivos para los distintos genotipos.

La distribución de la especie en colonias más o menos aisladas conduce a considerar la posibilidad de intervención de otros mecanismos. Los primeramente reconocidos y analizados por WRIGHT desde 1931 son las mutaciones directas y reversas, así como la migración entre poblacio-

nes. Todos estos mecanismos tienden a la divergencia entre las poblaciones sobre todo como consecuencia de las fluctuaciones fortuitas ligadas a su tamaño limitado. Estas diferencias entre colonias pueden también deberse a la acción divergente de los factores del medio ambiente, ya sea por efecto del microclima, de la depredación o de tantos otros factores susceptibles de modificar las frecuencias génicas.

La acumulación de divergencias genéticas fortuitas en todos los loci, determinadas por los efectos de fundación, también genera variaciones en el nivel de equilibrio de los alelos del polimorfismo. La diversidad así producida se agrega a las precedentes (fluctuaciones fortuitas y acción divergente de los biotopos) para permitir a las migraciones entre las colonias el mantener el polimorfismo.

Finalmente, hay que considerar el hecho de la coexistencia de muchos loci genéticamente ligados, cuya interacción origina valores selectivos superiores para el complejo de loci, independientes de aquellos propios de cada locus en particular. Este es efectivamente el caso de *C. nemoralis*, donde los loci que más intervienen en el polimorfismo de la concha están siempre estrechamente ligados.

Considerando los numerosos factores involucrados en la diversificación y el mantenimiento del polimorfismo en *C. nemoralis*, una mejor comprensión de este problema sólo será obtenida con la determinación de la importancia relativa de los diversos mecanismos, relacionados tanto con factores selectivos como con acontecimientos fortuitos, que intervienen en este fenómeno.

BIBLIOGRAFIA

- CAIN, A. J. Y SHEPPARD, P. M., 1954. Natural selection in *Cepaea*. *Genetics*, 39: 891-16.
- CAIN, A. J., KING, J. M. B. Y SHEPPARD, P. M., 1960. New data on the genetics of polymorphism in the snail *Cepaea nemoralis* (L.). *Genetics*, 45: 393-411.
- CAIN, A. J., SHEPPARD, P. M. Y KING, J. M. B., 1968. Studies on *Cepaea*. I. The genetics of some morphs and varieties of *Cepaea nemoralis* (L.). *Phil. Trans. Royal Soc. London*, B, 253: 383-396.
- CLARKE, B., 1962. Natural selection in mixed populations of two polymorphic snails. *Heredity*, 17: 319-345.
- COOK, L. M., 1967. The genetics of *Cepaea nemoralis*. *Heredity*, 22: 397-410.
- COURSOL, J. Y LAMOTTE, M., 1973. Distribution conjointe des fréquences géniques en deux

- locus liés dans les populations naturelles de *Cepaea nemoralis* (L.) (Mollusques Pulmonés). Le cas des locus B et C dans les populations de la Somme, de la Bretagne et de l'Aquitaine. *C.R. Acad. Sc. Paris*, D, 277: 13771380.
- DOBZHANSKY, TH. Y PAVLOVSKY, O., 1957. An experimental study of interaction between genetic drift and natural selection. *Evolution*, 11: 311-319.
- FISHER, R. A., 1930. *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press, Oxford.
- GENERMONT, J. Y LAMOTTE, M., 1986. Place et rôle de l'adaptation dans l'évolution des organismes. *Boll. Zool.*, 53: 215-237
- GERDEAUX, D., 1975. Recherches écologiques sur les populations naturelles de *Cepaea nemoralis* (L.) de Provence. These Doct. 3e Cycle, Univ. Paris VI, 78 p. + Ann.
- GERDEAUX, D., 1978. Le polymorphisme de *Cepaea nemoralis* (L.) en Provence; ses relations avec le milieu. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 119: 565-584.
- GOODHART, C. B., 1956. Genetic stability in populations of the polymorphic snail, *Cepaea nemoralis* (L.). *Proc. Linn. Soc. Lond.*, 167: 50-67.
- HANSON, W. D., 1966. Effects of partial isolation (distance), migration and different fitness requirements among environmental pockets upon steady state gene frequencies. *Biometrics*, 22: 453-468.
- KHEMICI, E., 1987. Recherches sur la variabilité phénotypique des populations de *Cepaea nemoralis* (L.) et de *Cepaea hortensis* (M.) (Gastéropodes Pulmonés) de la Normandie. These Doct. 3e Cycle, Univ. Paris VI, 121 p.
- LAMOTTE, M., 1950. Observations sur la sélection par les prédateurs chez *Cepaea nemoralis*. *Journ. de Conchyl.*, 90: 180-190.
- LAMOTTE, M., 1951. Recherches sur la structure génétique des populations naturelles de *Cepaea nemoralis*. *Bull. Biol. Fr.*, 35: 239 p.
- LAMOTTE, M., 1954. Distribution en France des divers systemes de bandes chez *Cepaea nemoralis*. *J. Conch.*, 94: 125-147.
- LAMOTTE, M., 1959. Polymorphism in natural populations of *Cepaea nemoralis*. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 24: 65-86.
- LAMOTTE, M., 1966. Les facteurs de la diversité du polymorphisme dans les populations naturelles de *Cepaea nemoralis* (L.). *Lav. Soc. Malac. It.*, 3: 33-73.
- LAMOTTE, M., 1985. L'intervention du hasard dans les mécanismes de l'évolution. *Le Courier du CNRS*, 59: 33.
- LAMOTTE, M., 1988. Facteurs influençant la diversité du polymorphisme de la coquille dans les populations naturelles de *Cepaea nemoralis* (Moll. Pulmonés). *Haliotis*, 18: 131-157.
- LAMOTTE, M. Y COURSOL, J., 1974. Mutations, sélection diversifiante et fluctuations fortuites comme facteurs du maintien du polymorphisme. *Mém. Soc. Zool. France*, 37: 443-471.
- LEVENE, H., 1953. Genetic equilibrium when more than one ecological niche is available. *Amer. Nat.*, 87: 331-333.
- LI, C. C., 1955. The stability of an equilibrium and the average fitness of a population. *Amer. Nat.*, 89: 281-296.
- MALECOT, G., 1948. *Les mathématiques de l'hérédité*. Mansson & Cie., Paris.
- MAYR, E., 1942. *Systematics and the origin of species*. Columbia University Press, New York.
- MORAN, P. A. P., 1959. The theory of some genetical effects of population subdivisions. *Aust. J. Biol. Sci.*, 12: 109-116.
- PETTIT, C., 1974. L'avantage du type rare, facteur de maintien du polymorphisme. *Mém. Soc. Zool. France*, 37: 417-441.
- RATEL, M. O., 1987. Recherches sur la variabilité phénotypique des populations de *Cepaea nemoralis* (L.) et de *Cepaea hortensis* (M.) (Gastéropodes Pulmonés) de la région parisienne. Thèse Doct. 3e Cycle, Univ. Paris VI, 176 p.
- SELDMAIR, H., 1956. Verhaltens-, Resistenz- und Gehäuseunterschieden bei den polymorphen Bänderschnecken *Cepaea hortensis* (Müll.) und *Cepaea nemoralis* (L.). *Biol. Zentr.*, 75: 281-313.
- Sheppard, P. M., 1951. Fluctuations in the selective value of certain phenotypes in the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis* (L.). *Heredity*, 5: 125-134.
- VALDEZ-FORSANS, M., 1986. Le polymorphisme enzymatique chez les *Cepaea nemoralis* (Moll. Pulmonés) de deux vallées pyrénéennes. *Pub. Lab. Zool. E. N. S.*, 29, 181 p. Paris, France.
- VALDEZ, M., LAMOTTE, M. Y GENERMONT, J., 1989. Le problème du maintien du polymorphisme enzymatique chez l'escargot *Cepaea nemoralis* dans les Pyrénées françaises (en prensa).
- WRIGHT, S., 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics*, 16: 97-159.